OBSERVATIONS SUR LES FLAGELLES DES ARACEÆ

P. Blanc

Blanc, P. — 30.12.1980. Observations sur les flagelles des Araceæ, *Adansonia*, ser. 2, 20 (3) : 325-338. Paris. ISSN 0001-804X.

Résumé : Le flagelle est défini comme une structure apicale liée à des conditions écologiques limitantes, ces caractères l'opposant au stolon. Les deux espèces principalement étudiées permettent de mettre en évidence des aspects nouveaux dans l'apparition, le développement et la réversion vers le stade à feuilles assimilatrices du flagelle. Les rôles respectifs du support et de l'éclairement sont discutés.

Abstract: The flagelliform shoot is defined as an apical structure connected to restrictive ecological conditions: it differs from the stolon through these characteristics. Two species are chiefly studied, emphasizing new aspects of the flagelliform shoot in regard to its initiation, development and reversion into the foliage leaf stage. The respective roles of support and light intensity are discussed.

Patrick Blanc, Laboratoire de Botanique tropicale, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 1 rue Guy de la Brosse, 75005 Paris, France.

Chez de nombreuses *Araceæ*, comme c'est le cas pour beaucoup de plantes herbacées, la multiplication végétative naturelle joue un rôle prépondérant dans l'occupation de l'espace par une espèce donnée. Cette multiplication végétative se traduit par l'apparition, à partir d'un individu initial, de nouveaux individus rapidement autonomes grâce au développement d'un système racinaire adventif; les liens morphologiques et physiologiques sont rompus plus ou moins précocement, selon les cas, entre l'individu-père et les individus-fils. Il convient de distinguer, chez les *Araceæ*, plusieurs processus différents de multiplication végétative :

1° Des axes courts qui donnent une plante feuillée après avoir été séparés de la plante-mère :

— les bulbilles épizoochores se formant à l'aisselle des cataphylles d'axes spécialisés (genres *Remusatia* Schott et *Gonatanthus* Klotzsch);

— les bulbilles issues d'un bourgeonnement épiphylle (*Pinellia ternata* (Thunb.) Breitenbach, *Amorphophallus bulbifer* (Roxb.) Blume...).

2° Des axes longs donnant une plante feuillée alors qu'ils sont encore reliés à la plante-mère :

— les flagelles;

— les stolons.

Comparés aux plantes-mères, ces deux types d'organes sont habituellement des axes de faible diamètre; lorsque des pièces foliaires sont produites, celles-ci sont souvent réduites à des cataphylles et les entrenœuds sont

allongés; ces caractères morphologiques sont généralement liés à une croissance rapide.

Lorsqu'ils sont cités, les flagelles sont généralement considérés comme un cas particulier des stolons; ENGLER & KRAUSE (1908) les désignent par les termes « Geisselsprossen », « Flagellen » et « ramus flagelliformis »; MADISON (1977) les nomme « hanging stolon ». En fait, les flagelles et les stolons représentent deux modes de multiplication végétative différents et dont les caractères doivent être précisés :

— *Le flagelle* est issu de la transformation de l'*extrémité apicale* d'une tige en croissance; le flagelle a alors pour effet de déplacer rapidement dans l'espace le méristème apical de cette tige; la réversion vers le stade à feuilles assimilatrices intervient lorsque les conditions écologiques deviennent favorables, notamment en ce qui concerne la nature du support et l'éclairement; le flagelle représente alors une stratégie d'exploration de l'espace qui correspond à un moyen de défense de la plante dans des *conditions écologiques limitantes*; il correspond à un mode de multiplication végétative occasionnel.

— Le *stolon* est issu du développement d'un *méristème axillaire*; sa réversion vers le stade à feuilles assimilatrices peut, éventuellement, dépendre de facteurs écologiques; mais c'est un mode de multiplication végétative qui correspond à une occupation de l'espace par la plante dans des *conditions écologiques favorables*. Le stolon fait partie de la séquence de différenciation normale d'une espèce[1].

A côté de ces exemples de multiplication végétative spécialisée, il faut signaler que les *Araceæ*, surtout les espèces lianescentes, se fragmentent facilement et que chaque fragment est susceptible de donner un nouvel individu; cette multiplication végétative par bouturage, non spécialisée, intervient dans les châblis et représente, par ailleurs, la principale voie de multiplication de nombreuses espèces en agriculture (*Monstera deliciosa* Liebm., cultivé pour ses fruits) et en horticulture.

LES FLAGELLES PENDANTS

L'EXEMPLE DE *PHILODENDRON GUTTIFERUM* KUNTH

Spécimen de référence : *A. Raynal-Roques 19967*, Saül, Guyane, P.

Les observations ont été effectuées en forêt guyanaise où cette espèce est très fréquente; c'est une liane à tiges latérales détachées du support (Pl. 1, *1*). La tige principale, orthotrope et à croissance monopodiale continue, est maintenue plaquée à un tronc d'arbre par des racines adventives nodales.

1. Pour les caractères morphologiques et écologiques relatifs à la dynamique de croissance, se reporter à l'ouvrage de HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON (1978).



Pl. 1. — **Philodendron guttiferum** Kunth : **1**, plante poussant en lisiere de forêt; hauteur totale de la plante : 4 m; la tige principale est fixée au tronc alors que les tiges latérales sont détachées; les vieilles tiges latérales se défeuillent progressivement et retombent; **2**, plante poussant en forêt; deux tiges principales plaquées à un tronc de palmier se croisent; une des tiges laterales, defeuillee, s'est transformée en flagelle, à une hauteur de 7 m; les cataphylles sont insérées sur le flagelle au niveau de chaque rupture de courbe; **3**, tiges latérales dressées issues de flagelles ramifiés au sol, formant un tapis de 20 à 40 cm dans une zone éclairee du sous-bois.

A une hauteur variant entre 2 et 10 mètres à partir du sol (en fonction de l'éclairement), des branches latérales orthotropes apparaissent de façon diffuse : seuls certains bourgeons axillaires se développent; ces branches ne sont jamais fixées au support et n'émettent pas de racines adventives. L'inflorescence, terminale, apparaît à l'extrémité de branches ayant atteint 1,5 à 2 mètres et la croissance de ces branches est alors souvent interrompue. La phyllotaxie est spiralée sur toutes les tiges. L'architecture de cette espèce[1] est conforme au modèle de STONE, tel qu'il est décrit par GUILLAUMET (1973) chez des *Pandanus*.

Les flagelles apparaissent parfois à l'extrémité de la tige principale initialement plaquée au support, lorsque le sommet de ce support est atteint ou à la suite d'une irrégularité empêchant les racines adventives de s'y fixer, entraînant alors un détachement de la tige; plus généralement, ce sont les tiges latérales n'ayant pas fleuri, vraisemblablement à cause d'un éclairement insuffisant, qui se transforment en flagelle (Pl. 1, *2*). L'apparition du flagelle se traduit par une légère diminution du diamètre de l'axe (environ 8 mm pour la partie feuillée et 6 mm pour le flagelle). La transition en flagelle s'opère sur un nombre réduit de feuilles (2 à 3) : les dimensions du limbe diminuent jusqu'à sa disparition. Pendant cette phase de transition les entrenœuds s'allongent, passant de 1 cm pour l'axe feuillé à 3-4 cm pour le flagelle. L'allongement du flagelle est alors rapide et on peut voir de longs axes portant des cataphylles desséchées; ces axes pendent à partir de la voûte. Tant que le flagelle est aérien, il n'apparaît pas de racines adventives, ni au niveau des nœuds, ni sur les entrenœuds. La transformation de l'axe feuillé en flagelle est incomplète si elle intervient à quelques mètres du sol, lorsque la plante pousse dans un lieu découvert : les entrenœuds s'allongent, l'axe est pendant, mais les pièces foliaires sont intermédiaires entre feuilles assimilatrices développées et cataphylles : le limbe existe mais n'atteint que 3 à 4 cm au lieu de 12 cm pour une feuille assimilatrice de tige feuillée. Le flagelle pend sous l'effet de son propre poids mais sa nature fondamentalement orthotrope est décelable par l'extrémité recourbée vers le haut (Pl. 3, *2*); cette partie recourbée n'affecte que le bourgeon terminal et les cataphylles en croissance, ainsi que les derniers entrenœuds développés (2 à 3). Si l'extrémité du flagelle est détruite, le bourgeon axillaire d'une des dernières cataphylles situées sous la partie détruite se développe et donne un nouveau flagelle. Ces réitérations traumatiques représentent les seuls cas de ramification du flagelle pendant sa phase aérienne.

La suite normale du développement d'un flagelle se poursuit lors de son arrivée au contact du sol. Il pousse alors horizontalement, sans acquérir un caractère plagiotrope (son extrémité est toujours redressée); il croît à la surface du sol, sous la litière. Des racines adventives, issues des nœuds cataphyllaires, permettent la fixation du flagelle et vraisemblablement sa nutrition minérale. Pendant cette phase de croissance au sol,

1. Soulignons, que contrairement à *P. guttiferum* (et vraisemblablement aux autres espèces de la section *Pteromischum* Schott à laquelle il appartient), la majorité des *Philodendron* ont une tige constituée par un enchaînement linéaire d'articles (sympode monochasial) et sont alors conformes au modèle de CHAMBERLAIN (cf. BLANC, 1978).



Pl. 2. — **Philodendron linnæi** Kunth : **1**, germination sur un tronc, dans le sous-bois, grandeur nature; **2**, flagelle apparaissant à l'extrémité apicale de la dernière rosette sympodiale d'un individu dont les feuilles mesurent 30-40 cm; à ce stade les inflorescences ne se développent pas.

le flagelle peut se ramifier. Cette ramification n'apparaît que si l'éclairement, au niveau du sol, est important : châblis récent, bords de ruisseaux, bords de chemins, ... La ramification, diffuse, est de deux types :

— Formation de flagelles latéraux (Pl. 3, *1*) ayant le même comportement que le flagelle initial.

— Formation d'axes dressés qui produisent des feuilles assimilatrices (Pl. 3, *1*). Ces tiges dressées atteignent 20-40 cm de hauteur et ne semblent pas se développer ultérieurement si elles n'entrent pas en contact avec un support vertical (jeune arbre en croissance, arbre tombé...); souvent, le bourgeon apical se nécrose alors après cette phase de croissance limitée, sans qu'un nouveau relais de croissance apparaisse. Dans les zones suffisamment éclairées, ces axes dressés peuvent former des tapis herbacés de plusieurs m² (Pl. 1, *3*). Il est probable que ces axes aient pour effet d'alimenter les flagelles en substances énergétiques.

Les flagelles, poussant sur le sol, peuvent atteindre des longueurs très grandes (au moins 15-20 m). L'extrémité des flagelles que nous avons

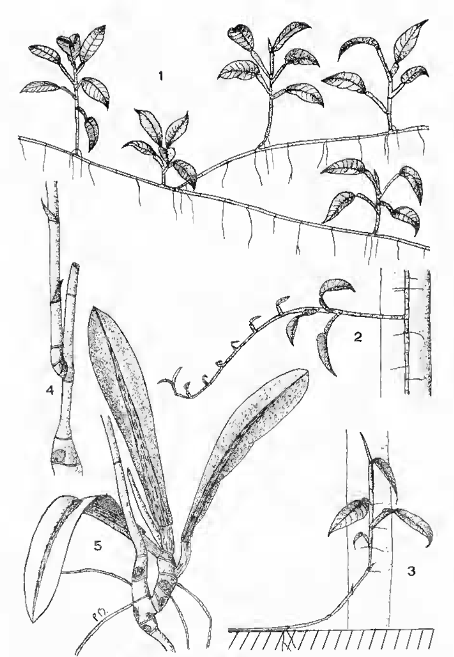
déterrés était toujours soit en croissance, soit en contact avec la base d'un arbre; un arrêt de croissance ou une transformation en axe feuillé au niveau du sol n'ont jamais été observés.

Lorsque l'extrémité du flagelle entre en contact avec un objet vertical ou subvertical, généralement la base d'un tronc d'arbre, la transformation en axe lianescent porteur de feuilles assimilatrices intervient (Pl. 3, *3*). Le passage cataphylle-feuilles assimilatrices est très rapide (sur 1 à 2 nœuds) : au contact de la base du tronc, le flagelle pousse verticalement sans être fixé par des racines adventives; il forme alors encore une ou deux cataphylles, la feuille suivante ayant un limbe développé (6-8 cm); des racines adventives se forment au niveau du nœud de cette dernière feuille, fixant la plante au tronc. La longueur des entrenœuds diminue et le diamètre de la tige augmente légèrement. Lorsque la tige s'élèvera le long du tronc, des ramifications latérales apparaîtront et de nouveaux flagelles se formeront. Ces principales étapes du développement d'un flagelle sont reconstituées dans le dessin schématique de la planche 4.

AUTRES EXEMPLES

Ces flagelles apparaissent chez de nombreuses *Araceæ* lianescentes. Madison (1977) signale qu'ils sont fréquents chez *Monstera acuminata* C. Koch, *M. siltepecana* Matuda et *M. obliqua* Miq.; ils apparaissent lorsque l'extrémité du tronc servant de support est atteinte, mais aucune ramification n'est décrite pendant la phase de croissance horizontale du flagelle au sol; la réversion vers le stade à feuilles assimilatrices intervient également lorsque le flagelle rencontre la base d'un tronc.

Chez *Rhektophyllum mirabile* N. E. Brown, une liane d'Afrique occidentale cultivée au Jardin Botanique de Penang (Malaisie), nous avons observé, en mars 1980, une variante du flagelle pendant (Pl. 5, *2*); la plante se développe au sol, dans des zones éclairées. Sur une même tige, et suivant une croissance monopodiale, des niveaux à feuilles assimilatrices se succèdent avec des flagelles ne produisant que des cataphylles. La longueur des flagelles est variable (souvent de l'ordre de 50 cm à 1 m). Des ramifications apparaissent parfois dans les niveaux à feuilles assimilatrices âgés et souvent défeuillés; ces ramifications sont du domaine des réitérations et entraînent l'apparition de nouvelles tiges se comportant comme la tige-mère; la plante peut ainsi couvrir le sol de zones éclairées, comme *P. guttiferum*, avec cette différence que, chez *R. mirabile*, ce ne sont pas des tiges axillaires dressées issues d'un flagelle mais une même tige produisant alternativement des feuilles assimilatrices et des flagelles. Lorsqu'un flagelle de *R. mirabile* rencontre un rocher ou un tronc d'arbre, il se fixe par les racines adventives et s'élève en formant des feuilles assimilatrices de dimensions et complexité croissantes; lorsque ces tiges lianescentes atteignent des niveaux d'éclairement suffisant, des inflorescences apparaissent. Si le sommet du support est atteint, cette tige adulte peut réverser vers le stade flagelle. Il est vraisemblable que, dans un sous-bois forestier, le flagelle ne réverse vers le stade à feuilles assimilatrices que lorsqu'un support est atteint (cf. Misse-Ntépé, 1973).



Pl. 3. — **Philodendron guttiferum** Kunth : **1,** flagelle se développant au sol; des racines adventives apparaissent aux nœuds correspondant à l'insertion de cataphylles; deux types de ramification interviennent : d'une part formation de nouveaux flagelles et d'autre part émission de tiges dressées portant des feuilles assimilatrices; **2,** flagelle apparaissant à l'extrémité d'une tige latérale, dans une zone éclairée : les pièces foliaires présentant un limbe réduit; **3,** réversion d'un flagelle vers le stade à feuilles assimilatrices, au contact d'un tronc. — **Philodendron linnæi** Kunth : **4,** réitération traumatique au niveau d'un flagelle : à la suite d'une destruction de l'apex, un nouveau flagelle est apparu; **5,** réitération spontanée au niveau d'une rosette sympodiale défeuillée : une nouvelle rosette sympodiale apparaît sans passer par le stade flagelle (1-3 × 1/10; 4 et 5 × 1/3).

LE FLAGELLE ASCENDANT DE PHILODENDRON LINNÆI KUNTH

Spécimen de référence : *Blanc 207*, Saül, Guyane, P.

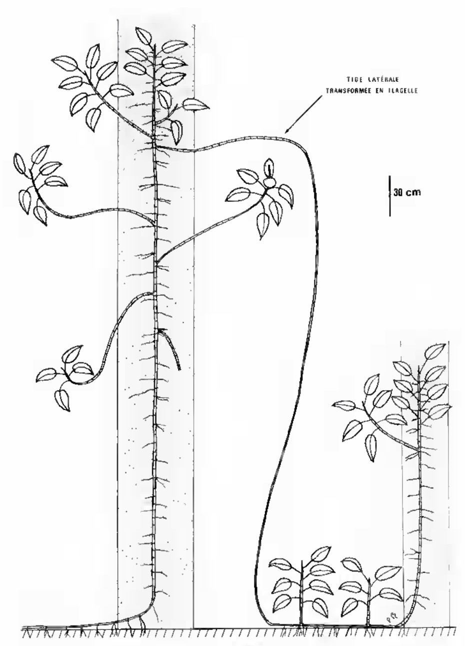
Cette espèce a été observée en forêt guyanaise. La germination est épiphyte et des plantules se rencontrent sur le tronc des arbres (Pl. 2, *1*), parfois à une faible distance du sol (1-2 mètres). Après une brève phase monopodiale pendant laquelle sont formées 4-6 feuilles assimilatrices, la croissance devient sympodiale par succession d'articles monophylles[1]. La plante est en rosette du fait de la réduction des entrenœuds pendant cette phase sympodiale. A partir de cette rosette initiale se développera un flagelle ascendant qui donnera naissance à une nouvelle rosette sympodiale, plus haut sur le tronc. Ce phénomène se répétant, on pourra observer sur un tronc d'arbre, le long d'une ligne à peu près droite, une succession de rosettes dont chacune d'elles semble représenter une plante épiphyte.

Le flagelle a pour origine le bourgeon axillaire de la cataphylle du dernier article monophylle d'une rosette (il a la même origine qu'un article monophylle). La première cataphylle du flagelle est déjà séparée de la rosette sympodiale par un entrenœud allongé (5-6 cm au lieu de 1 cm pour les entrenœuds de la rosette sympodiale). La diminution du diamètre de la tige intervient à la base de ce premier entrenœud (diamètre de 1,5-2 cm pour la tige de la rosette et 0,6-0,7 cm pour le flagelle). Sur le flagelle, les autres cataphylles se succèdent, séparées par des entrenœuds de 10-20 cm. Le flagelle se présente donc comme un axe grêle émergeant du centre de la rosette sympodiale (Pl. 2, *2*); il est fixé au support par de courtes racines adventives apparaissant à quelques nœuds portant des cataphylles. Sa croissance, monopodiale, se poursuit sur une hauteur de 50 cm à quelques mètres. Le retour à la phase sympodiale se fait également en l'espace d'un entrenœud : une feuille assimilatrice, de dimensions comparables aux autres feuilles qui suivront, apparaît. Elle est séparée de la dernière cataphylle du flagelle par un entrenœud réduit. A partir de ce stade, les articles monophylles se succèdent et le diamètre de la tige augmente le long des deux ou trois premiers entrenœuds.

Chez cette espèce, les ramifications sont toujours du domaine de réitérations qui peuvent apparaître au niveau de la rosette sympodiale ou au niveau des flagelles :

— Au niveau des flagelles, nous n'avons observé que des réitérations traumatiques à la suite d'une destruction de l'apex (Pl. 3, *4*). Dans ce cas la réitération donne toujours un nouveau flagelle. De plus, le flagelle réitéré atteint une longueur comparable à celle qu'aurait atteint le flagelle initial si son extrémité n'avait pas été détruite.

1. Comme c'est la règle générale dans le genre *Philodendron* (sauf pour les espèces de la section *Pteromischum*), chaque article, constituant la tige sympodiale, est réduit à une cataphylle à valeur de préfeuille, une seule feuille assimilatrice et une inflorescence développée ou précocement nécrosée.



Pl. 4. — **Philodendron guttiferum** Kunth : reconstitution schématique du mode de développement de la plante.

— Au niveau de la rosette sympodiale, les réitérations sont traumatiques (destruction de l'extrémité de la rosette) ou spontanées (sur les vieilles tiges défeuillées). Dans ces deux cas, les réitérations donnent toujours des rosettes sympodiales (Pl. 3, *5*). La réitération spontanée aboutit à l'apparition d'un nouvel individu qui évoluera indépendamment par succession de rosettes sympodiales et flagelles monopodiaux.

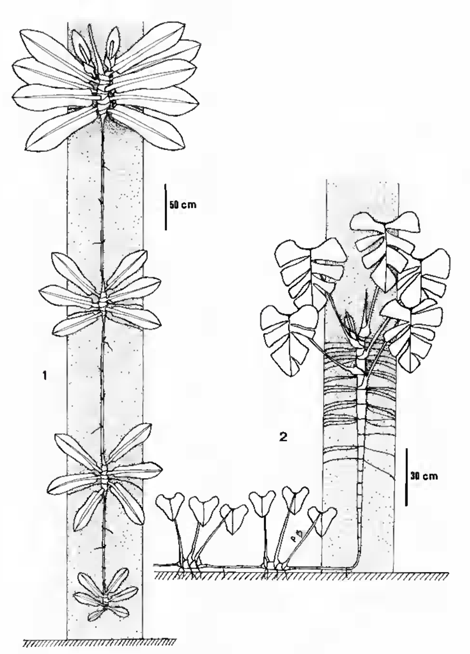
Dans les parties âgées de la plante, les flagelles peuvent disparaître par nécrose. Des racines nourricières, descendant le long du tronc jusqu'au sol, apparaissent au niveau des rosettes sympodiales mais jamais au niveau des flagelles.

La succession rosette sympodiale-flagelle peut être beaucoup moins nette. C'est ainsi que, dans le sous-bois, sur la partie inférieure des troncs, dans les zones particulièrement peu éclairées, le flagelle existe mais présente une structure partiellement sympodiale : le diamètre est réduit, les entre-nœuds sont longs mais, après chaque cataphylle, une feuille assimilatrice se développe. Souvent, ces articles monophylles apparaissent au début et à la fin du flagelle (2 ou 3 articles monophylles à chaque extrémité). La partie intermédiaire du flagelle est monopodiale et forme uniquement des cataphylles, comme dans le cas habituel.

Tant que *P. linnæi* poursuit ce mode de croissance par succession de rosettes sympodiales et de flagelles monopodiaux, nous n'avons jamais observé d'inflorescences développées et fonctionnelles, bien que chaque article monophylle puisse potentiellement fleurir. La floraison n'intervient que lorsque la plante a atteint la couronne de l'arbre sur lequel elle est fixée (phénomène visible sur un arbre récemment tombé) : la rosette apparue au bout d'un dernier flagelle possède un nombre très important de feuilles (une trentaine au lieu de 5-20 pour les autres rosettes) mesurant un mètre de longueur au lieu de 20-70 cm pour les autres rosettes. Les cicatrices de plusieurs inflorescences fonctionnelles sont visibles. Cette rosette terminale a poursuivi sa croissance pendant une période prolongée (partie basale défeuillée importante) sans qu'aucun flagelle ne soit émis.

Ce mode de croissance de *P. linnæi* (Pl. 5, *1*) rappelle celui des arbres à étages : le flagelle correspond alors au tronc et les feuilles assimilatrices de la rosette aux branches latérales; il y a, dans les deux cas, une balance entre la phase d'exploration verticale et la phase d'exploitation. Mais, dans le cas de *P. linnæi*, la sexualité n'intervient que lorsque les conditions d'éclairement sont optimales et ce mode de développement, qui évoque une croissance rythmique, est une stratégie permettant à la plante d'atteindre la couronne des arbres où les flagelles n'apparaîtront plus.

Nous avons observé un mode de développement comparable chez *Philodendron crassinervium* Lindl., cultivé au Jardin Botanique de Bogor (Indonésie), cette espèce rappelant tout à fait *P. linnæi* par ses caractères morphologiques. Il est probable que d'autres *Philodendron* épiphytes présentent ce type de développement.



Pl. 5. — Reconstitution schématique du mode de développement de deux espèces : **1, Philodendron linnæi** Kunth; **2, Rhektophyllum mirabile** N.E. Brown.

DISCUSSION

Dans cette note, nous avons décrit deux types de flagelles qui, à notre connaissance, n'étaient pas signalés. Les cas habituellement cités sont les flagelles pendants qui apparaissent à l'extrémité de tiges plaquées au support, lorsque le sommet de ce support est atteint (*Monstera* Adans., *Rhaphidophora* Hassk., *Syngonium* Schott...). Mais, chez *Philodendron guttiferum*, le flagelle apparaît à l'extrémité de tiges non fixées à un support et, chez *P. linnæi*, la tige reste toujours fixée au support lorsque le flagelle se forme; chez ces deux espèces, l'apparition du flagelle ne peut donc pas être liée au support; il semble que le déterminisme soit alors un éclairement insuffisant. Par ailleurs, la réversion du flagelle vers le stade à feuilles assimilatrices semble effectivement due à un contact avec un support vertical chez les espèces lianescentes (la plupart des cas reconnus) alors que chez *P. linnæi* la réversion serait liée à une intensité plus forte de l'éclairement; mais, pour cette dernière espèce, on ne peut exclure la possibilité qu'une régulation interne (croissance rythmique) intervienne dans des conditions d'éclairement insuffisant.

Pour les espèces lianescentes, la lumière joue également un rôle pendant la phase d'exploration du flagelle. Dans des conditions d'éclairement suffisant telles que châblis, bords de chemins ou de rivières, rochers, cultures en serres..., on observe :

— des tiges axillaires dressées portant des feuilles assimilatrices chez *P. guttiferum*;

— des niveaux à feuilles assimilatrices se succédant avec des flagelles, sur un même axe, chez *Rhektophyllum mirabile*;

— des feuilles assimilatrices de type juvénile à chaque nœud du flagelle chez de nombreuses espèces cultivées sans support : on est alors en présence d'un cas intermédiaire entre tige normale et flagelle.

Le flagelle, par son origine apicale et son apparition dans des conditions écologiques défavorables, peut rappeler les phénomènes d'étiolement. Mais l'étiolement, tout en étant peu efficace, consomme beaucoup d'énergie dans la formation de feuilles développées mais faiblement chlorophylliennes alors que l'édification et la croissance du flagelle consomment peu d'énergie du fait de sa spécialisation morphologique extrême et stable (apparition et réversion brutales, diamètre réduit, cataphylles, entrenœuds allongés).

Le flagelle représente un processus de multiplication végétative puisqu'une plante-fille apparaît à une certaine distance de la plante initiale. Soulignons cependant que la tige qui donne naissance à un flagelle interrompt donc sa croissance; chez la plupart des espèces, le développement ultérieur de l'individu initial est assuré par des réitérations alors que, chez *P. guttiferum*, la transformation d'une tige latérale en flagelle n'affecte pas le développement de l'individu initial.

Il existe une forme de flagelle non responsable d'une multiplication végétative : ce sont les axes épicotyles issus de la germination chez certaines espèces de *Monstera* (« stolon-like seedlings » de Madison, 1977); ces flagelles se transforment en tige feuillée au contact d'un support et semblent

se diriger vers les zones de plus faible luminosité (« skototropism » au sens de STRONG & RAY, 1975); ces flagelles de germination semblent donc représenter la phase de croissance normale d'espèces lianescentes dont les graines germent au sol.

Chez les *Araceæ*, les flagelles sont fréquents chez des espèces lianescentes à articles pléiophylles[1]; ces espèces sont représentées dans quatre sous-familles (*Pothoideæ*, *Monsteroideæ*, *Lasioideæ* et *Colocasioideæ*). Trois autres sous-familles n'ont que des représentants terrestres ou aquatiques (*Calloideæ*, *Aroideæ* et *Pistioideæ*). Dans les *Philodendroideæ*, le flagelle existe chez *P. guttiferum* dont la croissance monopodiale est prolongée (tiges latérales monocarpiques) et chez *P. linnæi* qui semble être le seul cas d'espèce à articles monophylles susceptibles de former des flagelles. Les chaméphytes, géophytes et hydrophytes ne semblent jamais former de flagelle et, parmi les épiphytes en rosette, notamment la plupart des *Anthurium* et de nombreux *Philodendron*, le phénomène semble rare (*P. linnæi* et *P. crassinervium*).

Les flagelles sont à rechercher dans d'autres familles. Nous en avons trouvé chez des *Piper* lianescents (*Piperaceæ*) en Malaisie : ils apparaissent à l'extrémité de jeunes tiges monopodiales ayant atteint le sommet d'un support, mais des observations précises sont nécessaires. Nous avons également observé des flagelles chez *Freycinetia sp.* (*Pandanaceæ*)[2] dans une forêt du Sud de Sumatra; cette espèce lianescente possède, comme *P. guttiferum*, une tige principale plaquée à un support et des tiges latérales détachées; certaines tiges latérales se transforment en flagelles pendants qui se développent au sol et se ramifient pour donner de nouveaux flagelles; ceux-ci sont tout à fait comparables aux flagelles des *Araceæ* lianescentes : entrenœuds longs, pièces foliaires réduites à des cataphylles, croissance monopodiale, transformation en axe porteur de feuilles assimilatrices au contact d'un support vertical. Il semble, d'après CABALLÉ (1980) qu'une liane à eau, *Tetracera alnifolia* Willd. (*Dilleniaceæ*), se transforme en une structure rappelant le flagelle lorsque l'extrémité de la tige est privée de support. Des espèces lianescentes étudiées par CREMERS (1974) émettent fréquemment des stolons à la base des tiges, mais des extrémités apicales de tiges se transformant en flagelles ne sont pas signalées. Il est pourtant vraisemblable que le flagelle, qui représente un moyen très efficace d'exploration de l'espace, se retrouve chez d'autres lianes, et éventuellement, chez des épiphytes.

BIBLIOGRAPHIE

BLANC, P., 1978. — *Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales*, thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 83 p.

CABALLÉ, G., 1980. — Caractéristiques de croissance et multiplication végétative en forêt dense du Gabon de la « liane à eau » Tetracera alnifolia Willd. (Dilleniaceæ), *Adansonia*, ser. 2, 19 (4) : 467-475.

1. Un article pléiophylle forme un nombre variable de feuilles assimilatrices avant de produire une inflorescence terminale (cf. BLANC, 1978).

2. Spécimen de référence : *herbier B.I.O.T.R.O.P. 1208*, Bogor, Indonésie.

Cremers, G., 1974. — Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale, 2, *Candollea* 29 : 57-110.

Engler, A. & Krause, K., 1908. — Araceæ-Monsteroideæ, *in* Engler, *Das Pflanzenreich* 37 : 4-139.

Guillaumet, J.-L., 1973. — Formes et développement des Pandanus malgaches, *Webbia* 28 : 495-519.

Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B., 1978. — *Tropical trees and forests; An architectural analysis*, Berlin, 441 p.

Madison, M., 1977. — A revision of Monstera (Araceæ), *Contrib. Gray Herbarium, Harvard Univ.* 207, 100 p.

Misse-Ntépé, C., 1973. — *Contribution à l'étude des Aracées du Cameroun*, thèse 3[e] cycle, Univ. de Strasbourg, 61 p.

Strong, D. R. & Ray, R. S., 1975. — Host tree location behavior of a tropical vine (Monstera gigantea) by skototropism, *Science* 190 : 804-806.